

DETERMINACION DE LAS RELACIONES POLIMORFICAS ENTRE  
*TELADORSAGIA CIRCUMCINCTA* (STADELMANN, 1894) Y  
*TELADORSAGIA TRIFURCATA* (RANSOM, 1907) EN  
CONDICIONES EXPERIMENTALES

G. MORALES\* & J. CABARET\*\*

*En el presente estudio se demostró que Teladorsagia circumcincta (Stadelmann, 1894) y T. trifurcata (Ransom, 1907), nemátodes Trichostrongylidae de la sub-familia Ostertagiinae, parasitan un espectro de hospedadores similares.*

*La ausencia de barreras reproductivas entre T. trifurcata y T. circumcincta, así como la estabilización rápida de las proporciones de las dos entidades en el seno de la población, evidencia que T. trifurcata es un morfo de T. circumcincta.*

El grupo *Ostertagia* constituye entre los nemátodos parásitos el caso más destacado de confusión sistemática (Jansen & Gibbons, 1981), lo cual se debe entre otras causas a la existencia de numerosas formas teratológica y a la creación sobre estas bases, de falsas o erróneas nuevas especies (Drózd, 1965) y a la posibilidad real de la existencia de polimorfos (Lancaster & Hong, 1981; Durette-Desset, 1982).

En el presente trabajo utilizaremos el nombre genérico de *Teladorsagia* en lugar de *Ostertagia* de acuerdo a las revisiones de Durette-Desset (1982) y Gibbons & Khalil (1982).

Según Ford (1972), el polimorfismo genético se define como la coexistencia en la misma localidad (o localización) de dos o más formas discontinuas de una especie en proporciones tales, que la más escasa de entre ellas no puede mantenerse solamente por mutación recurrente.

Este fenómeno ha sido estudiado con particular interés en parásitos de la familia *Trichostrongylidae* (Isenstein, 1971; Daskalov, 1965, 1974, 1971, 1972; Lejambre, 1977 y Copland, 1965). Es interesante señalar que Ransom (1911) reporta que en ovinos infestados en condiciones naturales *T. circumcincta* y *T. trifurcata* están frecuentemente asociados, siendo siempre *T. circumcincta* prevalente. Para Travassos (1921), la hembra de *T. trifurcata* es muy fácil de confundir con la de *T. circumcincta*. La frecuente asociación entre estas dos entidades, así como la dificultad para diferenciar morfológicamente a las hembras de dichos parásitos, además de las evidencias aportadas por diversos autores que refuerzan la hipótesis del polimorfismo, nos llevaron a abordar este problema con la finalidad de dilucidar si *T. trifurcata* es una especie válida o si es un morfo de *T. circumcincta*. Como se trata de parásitos con reproducción sexual, tomaremos como base de nuestro trabajo la definición de especie dada por Mayr, 1940 (citado por Bocquet, Genermont & Lamotte, 1976): "Una especie es un grupo de poblaciones naturales en el seno de la cual los individuos pueden real o potencialmente intercambiar material genético; toda especie está separada de otras por mecanismos de aislamiento reproductivo".

El presente estudio se basa en tres aspectos fundamentales: a) Determinación de la existencia o no de relaciones de afinidad de *T. circumcincta* y *T. trifurcata* por un espectro similar de hospedadores; b) Determinación de la existencia de barreras reproductivas entre *T. circumcincta* y *T. trifurcata*; c) Evolución de generaciones (porcentaje relativo de cada entidad) en el seno de una población mixta en condiciones controladas.

## MATERIALES Y METODOS

a) Para la determinación de las posibles relaciones de afinidad de *T. circumcincta* y *T. trifurcata* por el espectro de hospedadores, procedimos en primer lugar a establecer una lista de hospedadores de los cuales uno o ambos parásitos ha sido señalado (Tabla I). La afinidad por dicho espectro de hospedadores fue evaluada mediante la fórmula de Fager (1957):

$$I_{AB} = \frac{2J}{N_A + N_B} \quad \text{en donde:}$$

A: *T. circumcincta*; B: *T. trifurcata*; J: Número de hospedadores donde A y B están presentes;  $N_A$ : Número de hospedadores donde únicamente A está presente;  $N_B$ : Número de hospedadores donde únicamente B está presente.

---

El presente trabajo es parte de la Tesis Doctoral presentada en la Universidad Pierre et Marie Curie (Paris VI) por Gustavo Morales, el 7 de Noviembre de 1983.

\* Universidad de Los Andes, Nucleo Universitario "Rafael Rangel", Trujillo 3102-A, Venezuela.

\*\* I.N.R.A. Centre de Tours, Laboratoire d'Ecologie Parasitaire, 37380 Monnaie, Francia.

Recibido para publicación en 15 de Mayo y acepto en 7 de Agosto de 1984.

TABLA I

Espectro de hospedadores de *Teladorsagia circumcincta* y *T. trifurcata* establecido mediante revisión bibliográfica (Kirby, Hood & Edwards, 1975; Ransom, 1911; Yamaguti, 1961; Travassos, 1921 y Mönning, 1932)

Hospedador	Familia	<i>T. circumcincta</i>	<i>T. trifurcata</i>
<i>Ovis aries</i>	Bovidae	+	+
<i>Ovis musimon</i>	Bovidae	+	+
<i>Ovis canadensis</i>	Bovidae	+	—
<i>Ovis ophion armeniana</i>	Bovidae	+	—
<i>Ovis orientalis</i>	Bovidae	+	+
<i>Capra hircus</i>	Bovidae	+	+
<i>Capra sibirica</i>	Bovidae	—	+
<i>Capra aegagrus</i>	Bovidae	+	—
<i>Capra ibex ibex</i>	Bovidae	+	+
<i>Bos taurus</i>	Bovidae	+	+
<i>Bubalus bubalis</i>	Bovidae	—	+
<i>Bison bison</i>	Bovidae	+	—
<i>Damaliscus albifrons</i>	Bovidae	+	+
<i>Pelea capreolus</i>	Bovidae	+	—
<i>Oreamnos americanus</i>	Bovidae	+	+
<i>Rupicapra rupicapra</i>	Bovidae	+	+
<i>Antilope cervicapra</i>	Bovidae	+	+
<i>Pseudois nahura</i>	Bovidae	—	+
<i>Cephalophus maxwelli</i>	Bovidae	+	—
<i>Naemorhedus caprin</i>	Bovidae	+	+
<i>Capreolus capreolus</i>	Cervidae	+	+
<i>Cervus elaphus</i>	Cervidae	+	+
<i>Odocoileus virginianus</i>	Cervidae	+	+
<i>Odocoileus hemionus</i>	Cervidae	+	+
<i>Rangifer terranova</i>	Cervidae	+	—
<i>Rangifer tarandus caribou</i>	Cervidae	+	+
<i>Cervus nahura</i>	Cervidae	—	+
<i>Dama dama</i>	Cervidae	+	+
<i>Antilocapra americana</i>	Antilocapridae	+	+
<i>Camelus dromedarius</i>	Camelidae	+	+
<i>Lama pacos</i>	Camelidae	+	+
<i>Marmota baibacina</i>	Sciuridae	+	+
<i>Marmota marmota</i>	Sciuridae	+	+

Luego, realizamos un test de "t" para determinar si el índice de afinidad obtenido es significativo a un nivel  $\alpha = 5\%$ , lo cual nos indicaría una afinidad real de *T. circumcincta* y *T. trifurcata* por el mismo espectro de hospedadores, según la fórmula suministrada por Southwood (1975).

$$t = \left( \frac{(N_A + N_B) (2J - 1)}{2N_A N_B} - 1 \right) \sqrt{N_A + N_B - 1}$$

Se considera que existe una afinidad real cuando el "t" calculado mediante dicha fórmula es superior a 1,645 ( $P \leq 0,05$ ).

b) Obtención de una cepa mixta de *Teladorsagia trifurcata* y *T. circumcincta*: los parásitos adultos fueron obtenidos a partir de ovinos infestados en condiciones naturales sacrificados en el matadero de Tours (Francia). El cuajo es tomado conjuntamente con el librillo y los primeros diez centímetros del duodeno, este último es obturado mediante una ligadura y el contenido procesado inmediatamente en el laboratorio. Para la extracción y conteo de los parásitos adultos el cuajo es abierto por su gran curvatura, haciendo un lavado con agua bajo presión, sobre dos tamices superpuestos de mallas de 250  $\mu$ m y 125  $\mu$ m respectivamente. El producto del lavado es vertido en recipientes plásticos sin agregar ninguna solución conservadora.

Todo el producto es examinado por pequeñas cantidades bajo una lupa binocular ( $A = 12$ ). Los parásitos son así aislados, identificados, contados y agrupados por sexo en pequeños recipientes de vidrio llenos de agua. Las hembras aisladas y contadas, son incorporadas a un substrato constituido de materia fecal de caballo previamente esterilizada a 140°C en estufa seca durante tres horas, después pulverizadas. El substrato es humedecido hasta lograr una consistencia pastosa y dispuesto en capa delgada sobre un trozo circular de papel filtro; las hembras aisladas son incorporadas a dicho substrato y cortadas con un bisturí. La mezcla es colocada dentro de una placa de petri provista de un trocito de espuma sintética húmeda. La placa de petri es identificada y llevada a una cámara húmeda a 26°C durante doce días. Las larvas son recogidas mediante la técnica de Baermann.

Las larvas colectadas son conservadas a 4°C en placas para cultivo de tejidos colocados horizontalmente. La cepa así obtenida la denominaremos Touraine, constituida en un principio por 73,70% de *T. circumcincta* y 26,30% de *T. trifurcata*.

c) Metodología para determinar la existencia de interfecundidad entre las dos "especies" (Fig. 1).

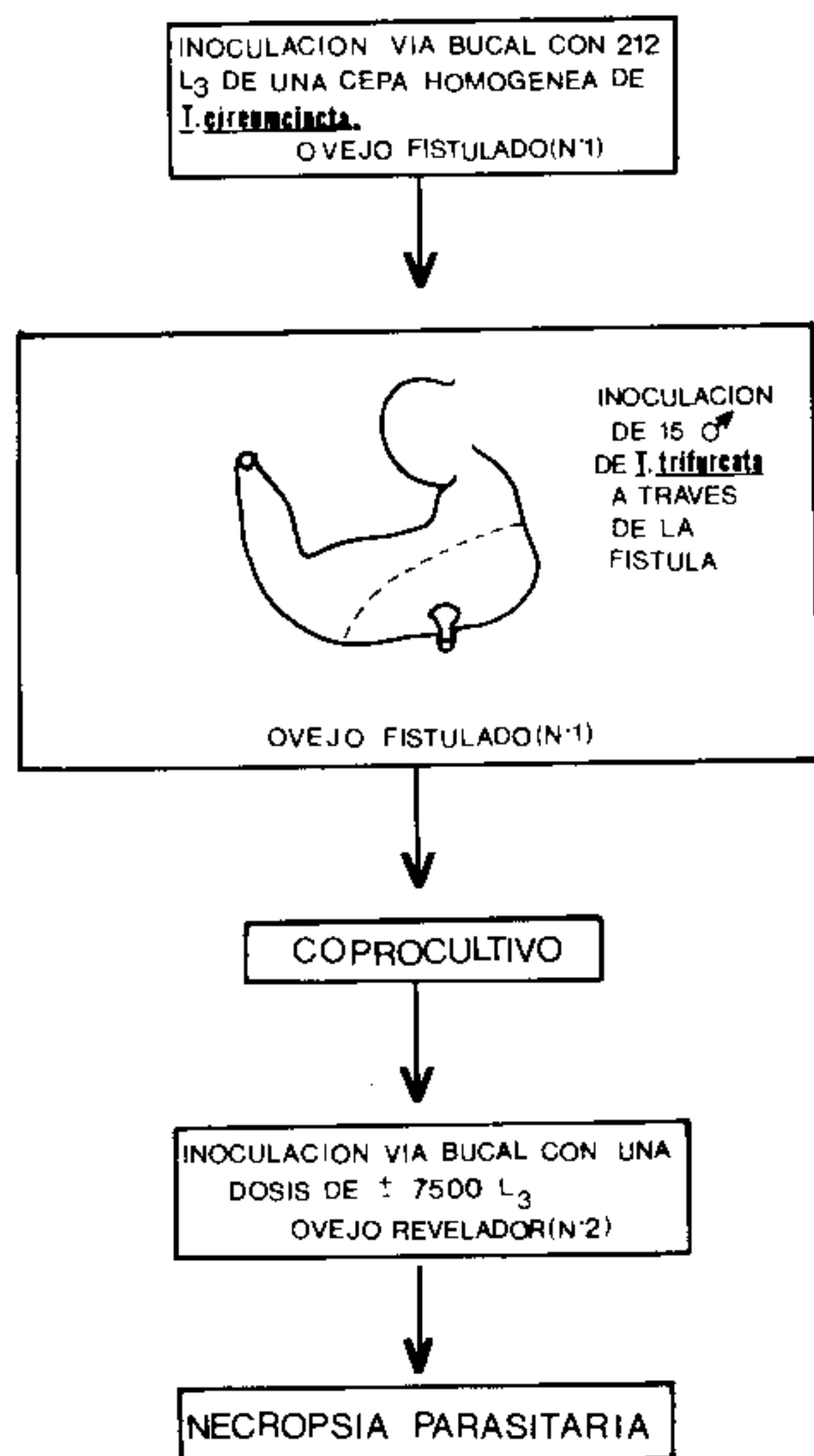


Fig. 1: metodología para determinar la existencia de interfecundidad entre los machos de *T. trifurcata* y las hembras de *T. circumcincta*.

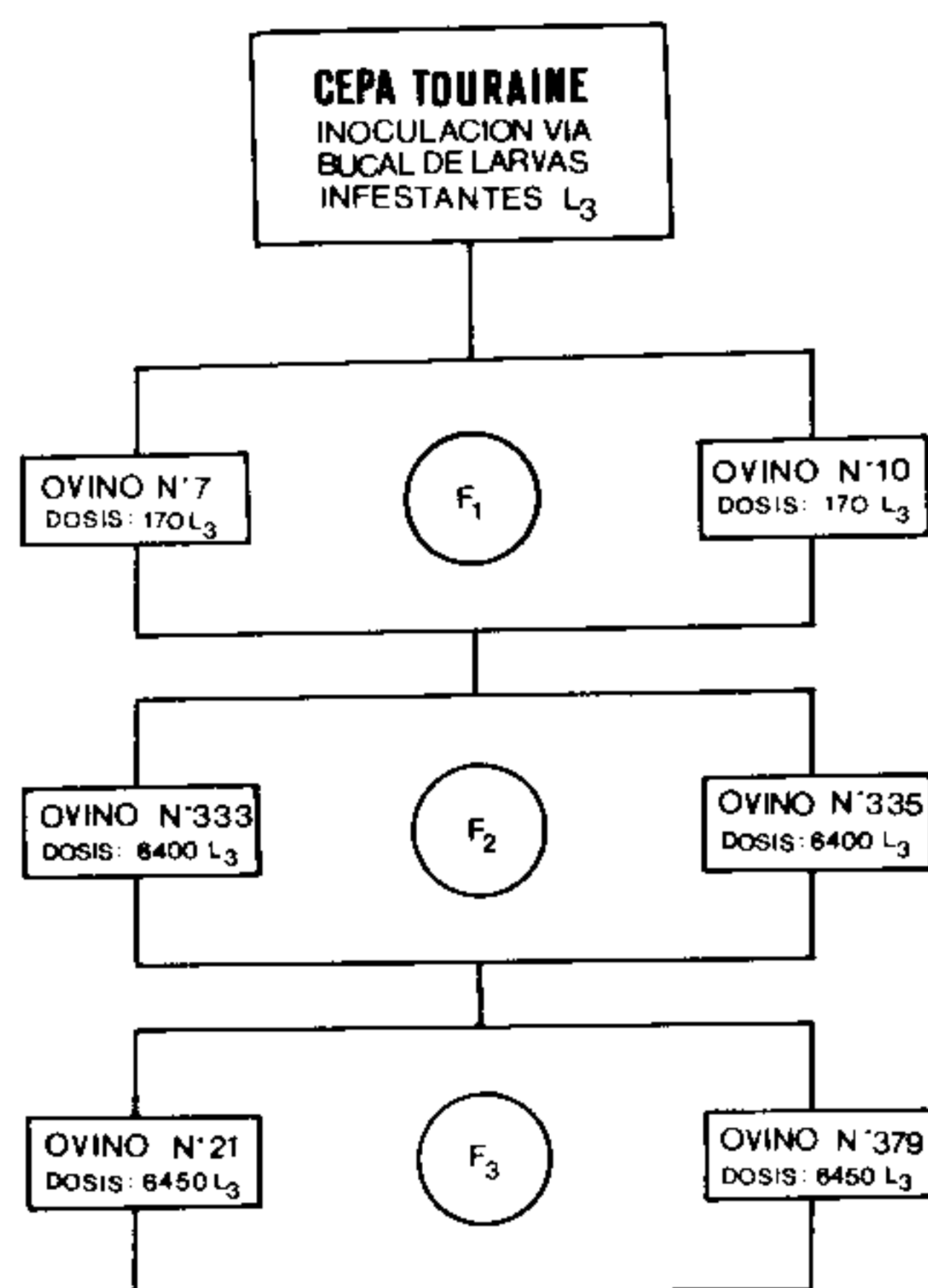


Fig. 2: metodología para el estudio de la evolución de los porcentajes de *T. circumcincta* y *T. trifurcata* de la cepa Touraine en condiciones controladas.

Se utilizó una oveja mestiza (Ile de France x Prealpes del Sur y Romanov) de tres años, fistulizada a nivel del cuajo según la técnica de Hecker (1974). Una semana antes del ensayo, el animal fue vermifugado con Fenbendazole a la dosis de 10mg/kg. P.V. El esquema fue el siguiente:

– Inoculación por vía oral de 212 larvas infestantes de *T. circumcincta* (cepa homogénea mantenida en el laboratorio del Inra-Tours y que no ha presentado jamás *T. trifurcata*).

– Introducción a través de la fístula de machos adultos de *T. trifurcata* recogidos de ovinos infestados en condiciones naturales y sacrificados en el matadero de Tours. Dichos machos, quince en total, fueron depositados mediante el empleo de cápsulas de gelosa en el lapso de tiempo transcurrido entre el día 0 y el día 15 post-inoculación de la cepa de *T. circumcincta* homogénea.

Las heces del animal fistulizado fueron recolectadas diariamente y colocadas en coprocultivo a partir del diecinueveavo día post-introducción de los machos adultos de *T. trifurcata*.

Se realizó el control de la implantación de los machos de *T. trifurcata* mediante la técnica siguiente:

– Introducción de 50ml de suero fisiológico con 10ml de Tetramisol al 3% directamente en el cuajo con espera de 15 minutos y recuperación del líquido abomasal por la fístula.

– Segunda introducción de 50ml de suero fisiológico y de líquido abomasal tamizado y después de una espera de 15 a 20 minutos, recuperación del líquido abomasal. Ninguno de estos dos lavados permitió la recuperación de nemátodos.

– Introducción de 30ml de solución fisiológica, seguida de una espera de 12 horas. Esto nos permitió recuperar: tres machos de *Teladorsagia circumcincta*, uno macho de *T. trifurcata* y una hembra sin proceso supravulvar de *Teladorsagia*.

– Inoculación de un camero raza Prealpes del Sur con las larvas infestantes ( $\pm 7500L_3$ ) obtenidas mediante coprocultivo de las heces de la oveja fistulizada. Una semana antes de la inoculación el camero fue vermifugado con Fenbendazole (10mg/kg. P.V.), y el día de la inoculación recibió una dosis de 4mg de Soludecadron M.R. por vía intramuscular. Dicho camero fue sacrificado un mes después de la inoculación y recuperados los nemátodos del cuajo.

Se examinó el contenido total del cuajo y por consiguiente la totalidad de los nemátodos presentes.

d) Evolución de los porcentajes de *T. circumcincta* y *T. trifurcata* de la cepa "Touraine" bajo condiciones controladas en el curso de tres generaciones.



La población adulta madre estuvo constituida por las hembras de *Teladorsagia* sp. extraídas de los ovinos sacrificados en el matadero de Tours, Francia. Sobre la base de identificación de los machos se estableció que dicha población estaba integrada por un 73,70% de *T. circumcincta* y un 26,30% de *T. trifurcata*. Mediante coprocultivos se obtuvieron larvas infestantes que fueron administradas a dos ovinos raza Prealpes del Sur cada vez y por tres veces consecutivas. Dichos ovinos recibieron una semana antes de la inoculación una dosis de 10mg/kg P.V. de Febendazole y el día de la inoculación se les inyectó vía intramuscular 4mg de Soludecadron M.R. (Fig. 2).

RESULTADOS

— La Tabla II muestra que el índice de afinidad encontrado es de 0,78 y el Test de “t” nos indica que el mismo es significativo ( $P \leq 0,05$ ), es decir que *T. circumcincta* y *T. trifurcata*, se encuentran en un similar espectro de hospedadores.

TABLA II

Test de afinidad de *T. circumcincta* y *T. trifurcata* con relación al espectro de hospedadores

N	J	N <sub>A</sub>	N <sub>B</sub>	I <sub>AB</sub>	t
33	21 (64%)	29 (88%)	25 (76%)	0,78	3,84*

N: número total de hospedadores considerados; J: número total de hospedadores parasitados simultáneamente por *T. circumcincta* y *T. trifurcata*; N<sub>A</sub>: número total de hospedadores parasitados por *T. circumcincta* solamente; N<sub>B</sub>: número total de hospedadores parasitados por *T. trifurcata* solamente; I<sub>AB</sub>: índice de afinidad; t: valor calculado; \*: significativo a um nivel  $\alpha = 0,05$ .

— La Fig. 3 nos muestra los resultados del ensayo para determinar la existencia de interfecundidad entre los machos de *T. trifurcata* y las hembras de una cepa homogénea de *T. circumcincta*. Los huevos obtenidos en las heces del animal fistulizado pueden ser el producto de los cruces siguientes:

- a) *T. trifurcata* ♂ x *T. circumcincta* ♀
- b) *T. circumcincta* ♂ x *T. circumcincta* ♀

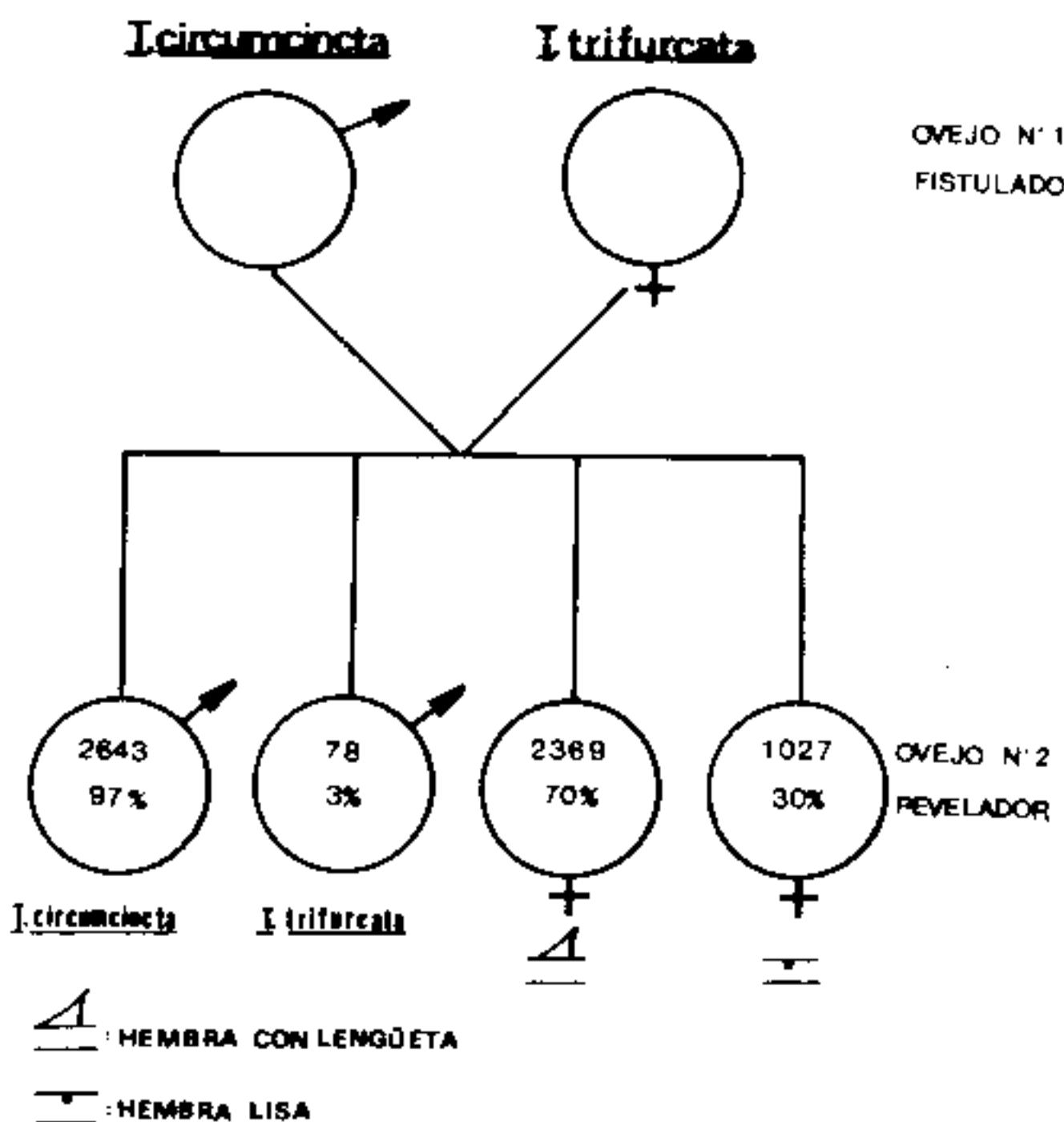


Fig. 3: interfecundidad entre los machos de *T. trifurcata* y las hembras de *T. circumcincta*.

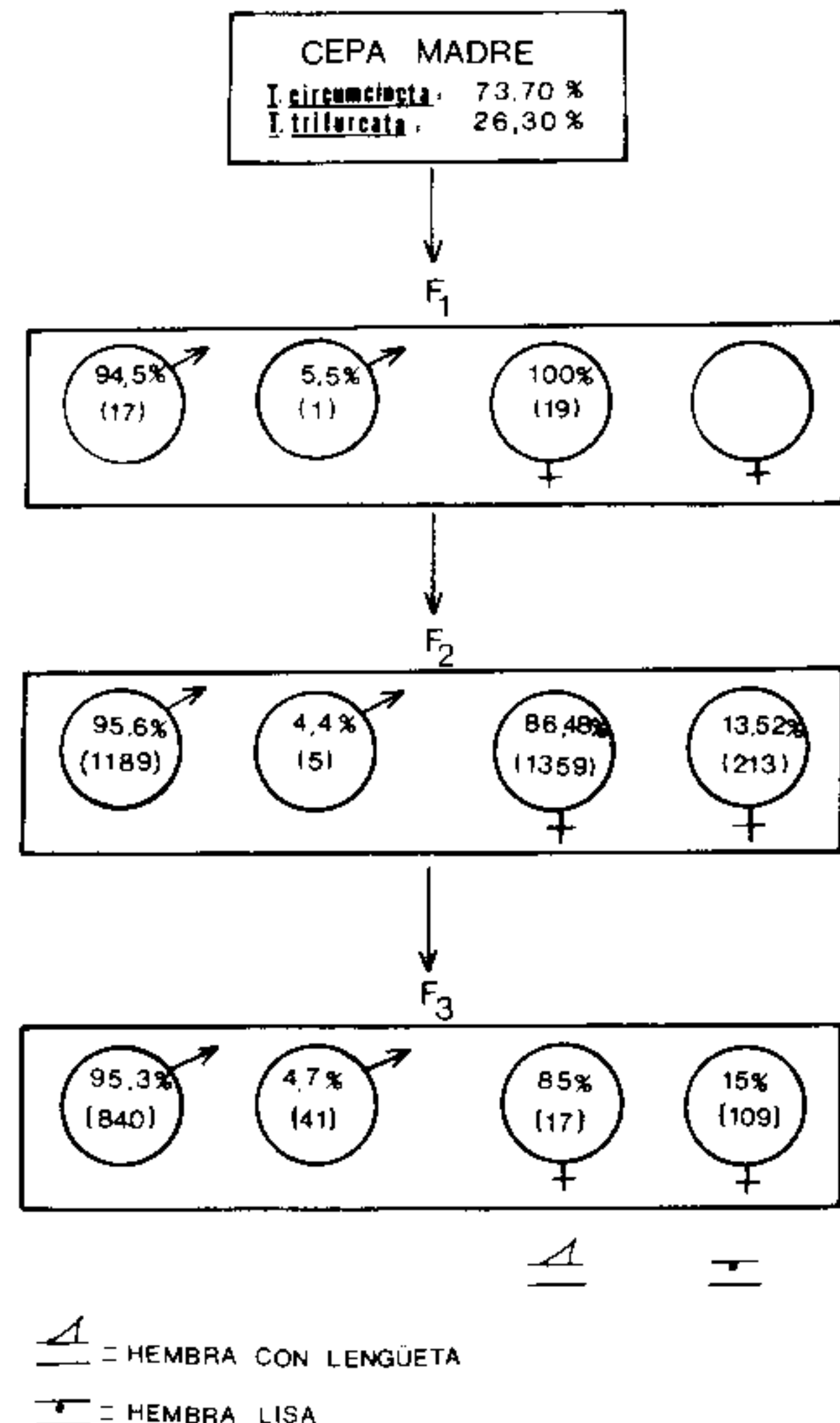


Fig. 4: evolución de los porcentajes de *T. circumcincta* y *T. trifurcata* de la cepa Touraine en condiciones controladas.

— El examen de la población adulta parasitaria aislada del ovino “revelador” y obtenida a partir de las larvas infestantes producto del coprocultivo de dichos huevos, evidencia la presencia de *T. trifurcata*, lo que implica que el cruzamiento tipo “a” también tuvo lugar y que se dió con la formación de huevos fértiles.

— Los resultados presentados en la Fig. 4, muestran que la población madre de *Teladorsagia* sp. constituida inicialmente por un 73,70% de *T. circumcincta* y 26,30% de *T. trifurcata*, desde la primera generación sufre una drástica variación de dicha composición, ya que el porcentaje de *T. trifurcata* cae a 5,5% fluctuando muy poco en el curso de las generaciones siguientes. A pesar de que las densidades de la F<sub>1</sub> por una parte y de la F<sub>2</sub> y F<sub>3</sub> por la otra son muy diferentes, los porcentajes de *T. trifurcata* en el curso de las tres generaciones estudiadas, son similares.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

El espectro de hospedadores de un parásito es la lista de animales en los cuales el parásito ha sido señalado (Chabaud, 1982). La lista de hospedadores que hemos elaborado sobre bases bibliográficas es muy amplia ya que comprende 33 especies agrupadas en cinco familias, algunas veces muy distantes (Bovidae y Sciuridae, por ejemplo). El análisis de dicha lista muestra que *T. circumcincta* y *T. trifurcata* comparten un similar espectro de hospedadores y corrobora las observaciones de otros autores en relación con la frecuente asociación de dichas entidades parasitarias en animales infestados en condiciones naturales (Ransom, 1911; Travassos, 1921; Jansen, 1963; Drózd, 1965; Tarazona et al., 1982). Para la definición de una especie son utilizados actualmente criterios muy variados: morfológicos, etológicos, bioquímicos, ecológicos, interfecundidad (Genermont, 1979) y en casos como el nuestro, los ensayos de interfecundidad, sin menoscabar la importancia de los otros criterios, los cuales han permitido el dilucidar situaciones complejas (Daskalov, 1974; Dick, 1983; Duke, 1964; Isenstein, 1971). Sobre nuestro caso específico, es decir la interfecundidad entre *T. circumcincta* y *T. trifurcata*, es conveniente destacar que la misma ha sido previamente estudiada mediante el empleo de metodologías que solo permiten conclusiones indirectas. Por ejemplo en el caso de Daskalov (1974), la utilización de la denominación *T. davtiani* y de generaciones parasitarias alternadas sobre corderos y cabritos, no permite una conclusión definitiva. Lancaster, Hong & Michel (1983), no definen la composición de la población madre, ni el control usado para la verificación del cruzamiento entre las dos entidades. En fin, en ambos casos, la administración de machos por vía bucal hacen aleatorias las conclusiones en cuanto a los posibles resultados de interfecundación. La utilización, por nuestra parte de una cepa de *T. circumcincta* homogénea y la introducción in situ de machos vivos de *T. trifurcata* directamente en el cuajo de un animal fistulizado, seguida de un control concerniente al establecimiento de los parásitos y de su sobrevivencia, además del control de la descendencia sobre la totalidad de la infestación, nos permite emitir conclusiones definitivas al respecto. Si *T. trifurcata* macho no se hubiera cruzado con las hembras de *T. circumcincta* cepa homogénea, la generación siguiente de control debería estar compuesta únicamente de *T. circumcincta*, en caso contrario deberíamos encontrar una dicha generación de control a *T. trifurcata* y *T. circumcincta*, siendo esto último lo que ocurrió; evidenciándose así que no existe barrera reproductiva entre ellos, ya que el cruzamiento tuvo lugar y originó productos fértiles.

De otra parte, el estudio de la evolución de la cepa “Touraine” en condiciones controladas, nos permitió en forma indirecta confirmar la anterior experiencia; ya que la estabilización rápida de las proporciones, desde el primer pasaje favorece la hipótesis de que dichas entidades son en realidad “morfos” interfecundos, ya que si se tratara de dos especies distintas, la menos frecuente debería desaparecer rápidamente.

Por consiguiente, en concordancia con Daskalov (1974) y Lancaster, Hong & Michel (1983), definimos a *T. circumcincta* y *T. trifurcata* como morfos de una misma especie y proponemos que *T. circumcincta* sea considerada el holomorfo y *T. trifurcata* el heteromorfo de dicha especie.

Además consideramos que el criterio de interfecundación, al menos en la sub-familia Ostertagiinae, debe ser fundamental en la definición de especies.

## SUMMARY

It is shown in this study that two species of nematodes: *Teladorsagia circumcincta* (Stadelmann, 1894) and *T. trifurcata* (Ransom, 1907), (Nematoda, Trichostrongylidae, subfamily Ostertagiinae), have a similar range of host species. Furthermore, the absence of reproductive barriers, as well as the fact that both forms soon reach stable proportions in the host population, indicate that *T. trifurcata* is a morph of *T. circumcincta*.

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Los Andes (Venezuela), quien con su soporte económico me permitió el desarrollo del presente trabajo y al Museum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie de Vers (Paris) y al Institut National de la Recherche Agronomique, Laboratoire d'Ecologie Parasitaire de Tours (Francia), por las facilidades brindadas para el desarrollo de la presente investigación.



## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- BOCQUET, C.H.; GENERMONT, J. & LAMOTTE, M., 1976. Introduction a la notion d'espèce dans le regne animal. Memoire Nº 40 de la Société Zoologique de France. "Les Problèmes de l'espèce dans le Règne Animal", editada por C.H. Bocquet; J. Genermont & M. Lamotte; Société Zoologique de France, Paris, 407 p.
- CHABAUD, A.G., 1982. Spectre d'hotes et evolution des nématodes parasites de vertébrés. *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat., Sér. A, Zool.*, 123 :73-7.
- COPLAND, J.W., 1965. Establishment of a pure infection of the nematode *Ostertagia circumcincta* in the sheep. *Nature*, 208 :1299-1230.
- DASKALOV, P., 1965. On the reproductive isolation between *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb., 1898 and *Haemonchus placei* (Place, 1893) Ransom, 1911. *Bull. of the Central Helminthological Laboratory Bulgarian Academy of Sciences*, 10 :11-17 (en bulg.).
- DASKALOV, P., 1971. *Haemonchus contortus*: Genetically determined polymorphism in females. *Exp. Parasitol.*, 29 :351-366.
- DASKALOV, P., 1972. *Haemonchus contortus*: Factors determining the polymorphism of linguiform females. *Exp. Parasitol.*, 32 :364-368.
- DASKALOV, P., 1974. Reproductive relations between *Ostertagia circumcincta*, *Teladorsagia davtiani* and *Ostertagia trifurcata* (Nematoda, Trichostrongylidae). *IZV. CHL*, 17 :69-72 (en bulg.).
- DICK, T.A., 1983. The species problem in *Trichinella*. Systematics Association Special Volume Nº 22, "Concepts in Nematode Systematics", editado por A.R. Stone, H.M. Platt & L.F. Khalil. Academic Press, London y New York, 388 p.
- DRÓZDZ, J., 1965. Studies on helminths and helminthiases in cervidae. I. Revision of the subfamily Ostertagiinae Sarwar, 1956 and an attempt to plain the phylogenesis of its representatives, *Acta Parasitologica Polonica*, 13 :445-481.
- DUKE, B.O.L., 1964. Studies on loasis in monkeys. IV. Experimental hybridation of the human and simian strains of *Loa*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 58 :193-204.
- DURETTE-DESSET, M.C., 1982. Sur les divisions génériques des nématodes Ostertagiinae. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 57 :375-381.
- FAGER, E., 1957. Determination and analysis of recurrent groups. *Ecology*, 38 :586-595.
- FORD, E.B., 1972. *Génétique écologique*. Gauthier-Villars, Paris, 448 p.
- GENERMONT, J., 1979. *Les Mécanismes de l'évolution*. Dunod Université, Paris, 232 p.
- GIBBONS, L. & KHALIL, L.F., 1982. A key for the identification of genera of the nematode Family Trichostrongylidae Leiper, 1912. *J. Helminthol.*, 5 :185-233.
- HECKER, J., 1974. *Experimental Surgery on Small Ruminants*. Butterworths and Co., London, 322 pp.
- ISENSTEIN, R., 1971. The polymorphic relationship of *Cooperia oncophora* (Railliet, 1898). Ransom, 1907 to *Cooperia surnabada* Antipin, 1931 (Nematoda:Trichostrongylidae). *Parasitol.*, 57 :31-319.
- JANSEN, J., 1963. Some problems related to the parasite inter-relationship of deer and domestic animals. Transactions of the VIth. Congress Int. Union of Game Biologists :127-131.
- JANSEN, J. & GIBBONS, L., 1981. Systematics and biology of *Ostertagia* Sens. Lat. (Nematoda:Trichostrongylidae), *Parasitol.*, 82 :175-189.
- KIRBY, M.; HOOD, M. & EDWARDS, S., 1975. *Index - catalogue of medical and veterinary zoology*. Supplement 20, Part 4. U.S.D.A., Washington :127-131.
- LANCASTER, M.B. & HONG, C., 1981. Polymorphism in nematodes. *Syst. Parasit.*, 3 :29-31.
- LANCASTER, M.B.; HONG, C. & MICHEL, J.F., 1983. Polymorphism in the Trichostrongylidae. Systematics Association. Special Volume no. 22, "Concepts in nematode systematics", editado por A.R. Stone; H.M. Platt & L.F. Khalil. Academic Press, Londres y Nueva York, 388 p.
- LEJAMBRE, L.F., 1977. Genetics of vulvar morph types in *Haemonchus contortus*: *Haemonchus contortus cayugensis* from the finger lakes región of New York, Intern. *J. Parasitol.*, 7 :9-14.
- MÖNNING, H.O., 1932. Wild antelopes as carriers of nematode parasites of domestic ruminants. Part II. 18 Rep. Dir. Vet. Serv. and Anim. Ind., Union of S. Afric :153-172.
- RANSOM, B.H., 1911. The nematode parasitic in the alimentary tract of cattle, sheep, and other ruminants, Bulletin 127 Bur. and Ind. of the U.S. Department of Agriculture, 132 pp.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1975. *Ecological methods*. Chapman and Hall, London, 391 pp.
- TARAZONA, J.M.; SANZ PASTOR, A.; BABIN, M.; DOMINGUEZ, T.; PARRA, I. & JUNCOSA, A., 1982. Trichostrongylidosis caprina. I. Especies parasitas de cabra y comparación de su incidencia en cabras y ovejas. *An. Inst. Nac. Invest. Agrar.*, Serie Ganadera, 14 :101-109.
- TRAVASSOS, L., 1921. *Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 13 (1) Brasil, 135 pp.
- YAMAGUTI, S., 1961. *Systema Helminthum*. Vol. III. *The Nematodes of Vertebrates*. New York & London. Interscience Publishers, 1261 pp.